

Contacts parapatriques entre *Melanargia galathea* L.
et *M. lachesis* HÜBNER
Lepidoptera – Satyridae

Robert MAZEL

Université de Perpignan, Taxonomie expérimentale, F-66025 Perpignan.

Abstract

In the Eastern section of the Pyrenees, *M. lachesis* appears to vary independently from *M. galathea*. Intermediate forms are only found in areas where the two taxa are in contact, but are always present in these areas. They must therefore be hybrids.

However, where populations of the two *Melanargia* species fly together the hybrids represent only about one fifth of the whole mixed population.

Moreover, no introgression is to be noticed between the two taxa in contact : absolutely no genes are exchanged apart from the production of a few intermediate forms. It would seem therefore that there is a separation at species level, although the two taxa only show imperfect prezygotic isolation.

Zusammenfassung

Im östlichen Teil der Pyrenäen weist *Melanargia lachesis* HÜBNER eine von *Melanargia galathea* LINNAEUS unabhängige Variation auf.

Zwischenformen treten nur in den Kontaktzonen dieser beiden Taxa auf, dort aber ständig, und entsprechen also auch wirklichen Hybriden.

Jedoch fliegen in den sympatrischen Arealen Männchen und Weibchen beider *Melanargia* durcheinander gemischt umher, und die Hybriden stellen ungefähr 1/5 der Gesamtpopulation dar. Ausserdem lässt sich keine Introgression bei den in Kontakt stehenden Populationen feststellen ; der Gen-Austausch ist praktisch gleich Null, abgesehen von der Erscheinung einzelner Zwischenformen.

Es muß also eine artliche Trennung angenommen werden, und dies trotz unvollkommener präzygotischer Absonderung der beiden Taxa.

L'interprétation du polymorphisme de *Melanargia galathea* L. pose de nombreuses questions, particulièrement dans le sud de la France où cette espèce rencontre *M. lachesis*. Le statut systématique relatif de ces deux taxons demeurant discuté, il nous a paru utile de faire connaître quelques

formes de terrain observées dans les Corbières et la partie orientale des Pyrénées, comme nous l'indiquons dans le supplément à la faune des Lépidoptères des Pyrénées-Orientales (C. DUFAY et R. MAZEL, 1981).

I. Données bibliographiques

Pour la France, les études effectuées essentiellement par C. OBERTHUR (1909 et 1922-23), G. VARIN (1948, 1949, 1950), R. VERITY (1957 et ante) ont conduit à une terminologie subspécifique complexe, souvent confuse et parfois contradictoire que H. DESCIMON et C. RENON (1975 a) tentent de clarifier par l'analyse biométrique du peuplement français de *M. galathea*. Ces deux derniers chercheurs établissent simultanément une «corrélation entre la mélanisation et certains facteurs climatiques» (1975 b) et proposent un schéma évolutif divergent pour *M. galathea* et *M. lachesis*.

Cependant L. G. HIGGINS (1969) figure un certain nombre d'exemplaires qu'il considère hybrides entre *M. galathea paludosa* VARIN et *M. lachesis*. Bien que contestée, cette interprétation conduit L. G. HIGGINS et N. D. RILEY (1970) à présenter *M. lachesis* en tant que sous-espèce de *M. galathea* ; position reprise par W. FORSTER (1971) et R. J. D. TILLEY (1983).

Un travail effectué par H. SPICHER (1984) introduit une approche biochimique du problème par l'analyse du polymorphisme enzymatique de quelques populations. Il révèle une forte variabilité intra-spécifique géographique et, semble-t-il, temporelle. Dans les zones de contact localisées à l'extrême est de l'aire de *M. lachesis*, entre Arles et Montpellier, Mademoiselle H. SPICHER met en évidence une certaine hybridation biochimique indépendante des caractères morphologiques et conclut à un éventuel «statut de semi-espèce (MAYR, 1967)».

Enfin, à la question qu'il pose «*Melanargia lachesis* est-elle une espèce différente de *M. galathea*, oui ou non?», S. WAGENER (1984) répond positivement après examen des arguments développés, pour l'essentiel, par les auteurs cités ci-dessus.

Les points clé du débat demeurent donc la reconnaissance de formes effectivement hybrides produites entre les deux taxons dans leurs faibles zones de sympatrie et l'interprétation taxonomique déduite de ces observations.

II. Variations intra- et inter-spécifiques

L'appréciation de la variabilité morphologique des deux entités constitue un préalable évident à leur séparation, surtout pratique, et à la reconnaissance d'éventuels intermédiaires.

La définition d'un «indice de mélanisation» par H. DESCIMON et C. RENON (1975 a), repris en «indice de noircissement» par H. SPICHER (1984), vient étayer la séparation classique entre *M. galathea* et *M. lachesis*. En effet, l'extension ou la réduction des aires sombres dans les parties basale et distale de l'aile postérieure constitue le meilleur critère pratique de distinction des deux taxons qui présentent, séparément, une variation propre liée à différents degrés de mélanisation des surfaces alaires. Nous tenons à remercier vivement le Dr. S. WAGENER qui, outre ses travaux sur ce sujet, nous a fourni personnellement nombre de précisions.

La variation de *M. galathea* a été largement illustrée et commentée par de nombreux auteurs, nous n'y reviendrons pas. En revanche, il a paru intéressant de grouper en une planche les principaux types morphologiques offerts par *M. lachesis* en France (Planche I).

Sur la figure 3, la grande femelle des régions basses des Corbières audoises illustre assez bien la sous-espèce *nemausiaca* ESPER telle qu'elle et «redécrite» par G. VARIN (1950).

Par opposition, la femelle de Millas — fig. 4 — montre un degré de mélanisation poussé, souvent atteint par le peuplement du Roussillon que R. VERITY considère typique de l'espèce. En fait, les deux formes se trouvent en mélange à Argelès sur Mer, Millas, etc., ou alternent dans des localités très proches de Catalogne de sorte qu'aucune limite territoriale autre que statistique ne pourrait être établie entre *nemausiaca* et *lachesis lachesis*.

Les figures 5, 6, 7 et 8 se rapportent à *M. lachesis canigulensis* BERCE qui apparaît davantage comme forme d'altitude de *M. lachesis*, *sensu* VERITY, que sous-espèce distincte. De grandes femelles, relativement très claires et à ocelles bleus, sont d'ailleurs produites à Fontpédrouse dans la vallée de la Têt, vers 1000 m d'altitude ... Morphologiquement diverses et d'abondance très variable, les formes qui peuvent être attribuées à *canigulensis* se rencontrent dispersées dans tous les massifs des Pyrénées-Orientales, parfois jusque vers 2 000 m en bordure de la Cerdagne. Il est remarquable que les spécimens les plus mélanisés conservent des caractères toujours distincts de ceux de *M. galathea*, telle l'éclaircie discale des ailes postérieures.

Dans certaines localités, en particulier à Coustauges, se réalise une forme caractérisée par le noircissement presque uniforme d'une large bande distale aux quatre ailes. Fig. 9, 10 et 11. Par opposition, la zone discale ressort en fort contraste blanc. Ce type ornemental, plus fréquent en Espagne, pourrait être l'expression d'une combinaison génotypique relativement stable car il correspond encore très sensiblement aux dessins qui caractérisent *Melanargia meda* GRUM-GRSHIMAILO (= *M. galathea elbursica* DE LESSE), *Melanargia evartianae* WAGENER, certaines formes de *Melanargia titea* KLUG, etc.

Enfin la forme aberrante des figures 1 et 2 traduit la forte plasticité morphologique de *M. lachesis* qui présente ici une distribution très atypique des macules noires à la face supérieure des ailes alors que le revers n'est que peu modifié.

Au total, l'ornementation alaire de *M. lachesis* présente une variation originale qui n'évoque aucune convergence ou forme intermédiaire avec *M. galathea*, en dehors des zones de contact entre les deux taxons.

III. Peuplement des zones de contact

1. Localisation d'un contact parapatrique modèle. (Carte I.G.N. 1/100 000 N° 72. Carte routière Michelin 1/200 000 N° 86)

Venant de Maury, la route départementale 123 franchit l'importante barre calcaire qui marque la frontière des Pyrénées-Orientales et de l'Aude au niveau de Cucugnan, puis rejoint la départementale 14. Carte figure 12. Malgré l'aspect haché du paysage, tributaire de la structure en écaillés des reliefs calcaires nord pyrénéens, cette nouvelle route gagne Soulatgé à 12 km vers le nord-ouest, en restant à une altitude comprise entre 300 et 400 m. Les cols indiqués sur le plan ne correspondent donc pas à des reliefs importants et ils repèrent surtout les principaux secteurs non cultivés dans le vignoble audois.

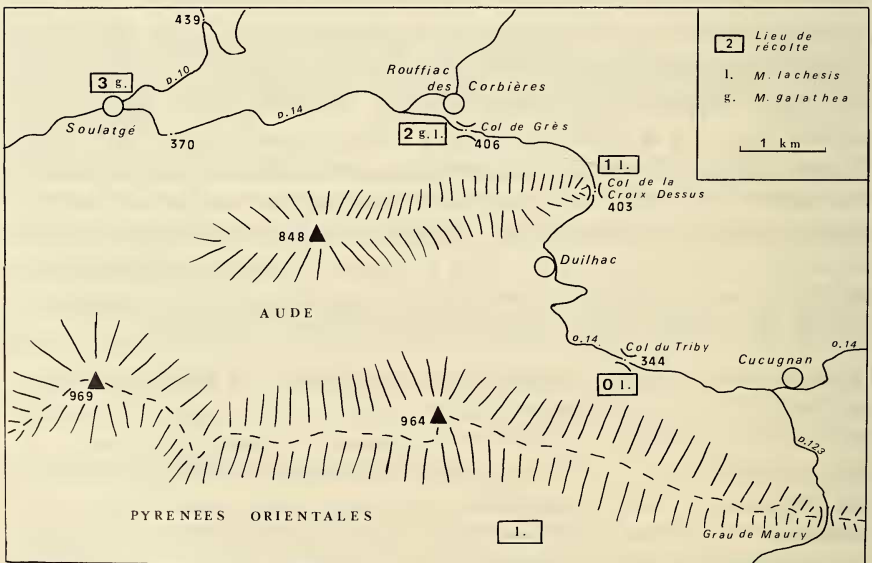


Fig. 12. Localisation du contact étudié.

Partout la végétation spontanée appartient à l'étage du Chêne-Vert mais celui-ci, fortement réprimé par les actions anthropiques, n'entretient qu'un couvert très discontinu. Cette structure crée des conditions favorables au développement de nombreux lépidoptères et les *Melanargia* volent par centaines dans la garrigue dégradée, les friches, les cultures abandonnées et les chemins colonisés par les Scabieuses ...

2. Structure du peuplement

Depuis le Roussillon jusqu'au col de la Croix Dessus, au nord de Duilhac, *M. lachesis* existe seul. Les premiers *M. galathea* apparaissent 1 km plus loin environ, mêlés aux *M. lachesis* qui se raréfient très rapidement mais persistent, plus ou moins dispersés, en bordure du vignoble à l'ouest de Rouffiac des Corbières. Immédiatement au-dessus du village de Soulatgé, *M. galathea* constitue un peuplement très abondant et exclusif.

Découverte en 1981, cette séquence a été établie précisément en 1982 puis observée sans changements apparents en 1983 et 1984.

Le 11 juillet 1985 nous avons alors effectué trois prélèvements respectivement au Col de La Croix Dessus, au Col de Grès et à Soulatgé, chacun constitué des 30 premiers *Melanargia* capturés sans aucune discrimination de forme, de sexe, d'état de fraîcheur ou d'autre critère quel qu'il soit. Les résultats obtenus sont les suivants :

- Col de La Croix Dessus (1 L sur le plan). 30 papillons récoltés, 28 ♂-2 ♀, tous rigoureusement conformes à *M. lachesis* (*M. lachesis lachesis* HÜBNER).
- Soulatgé (3 G sur le plan). 35 papillons, 25 ♂-10 ♀, tous typiquement *galathea*. (? *M. galathea nereus* FRÜHSTORFER). Un mâle présente une réduction de la macule médiane des ailes antérieures, au niveau des disco-cellulaires.
- Col de Grès, à hauteur de Rouffiac des Corbières (2 GL sur le plan) – 34 papillons collectés.
 - 10 ♂-2 ♀ – *lachesis* typiques
 - 12 ♂-2 ♀ – *galathea* typiques
 - 1 ♂ – *galathea* aberrant (?) – Individu isolé au centre de la planche II.
 - 4 ♂-3 ♀ hybrides.

Disposé en une seule boîte de rangement, l'ensemble se divise en deux masses parfaitement distinctes, *galathea* et *lachesis*, séparées par quelques individus intermédiaires. La planche II reproduit très partiellement ce montage ; elle a été réalisée en prélevant au hasard des individus de chaque groupe dans l'échantillon de Rouffiac des Corbières (2 GL).

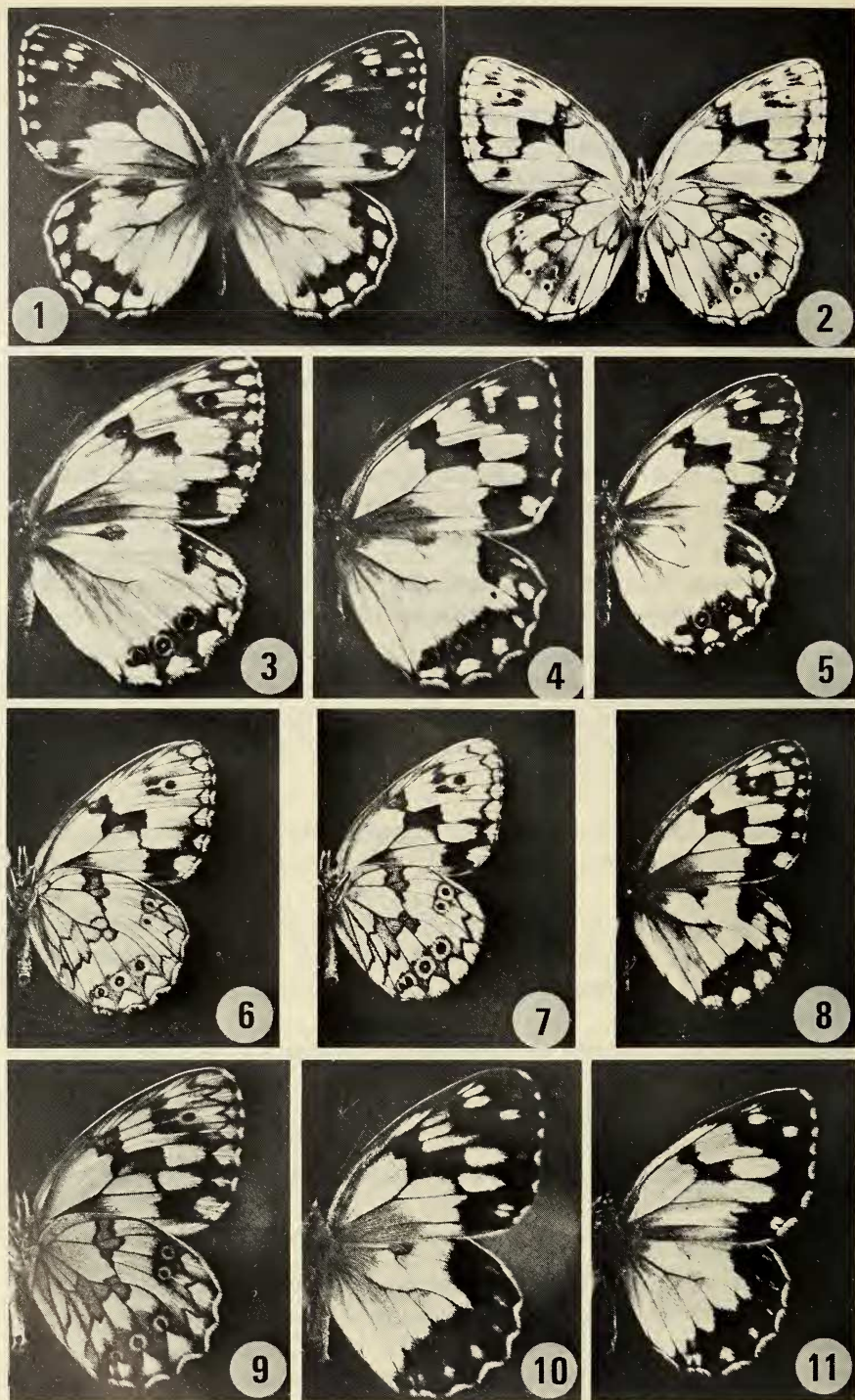


Planche I. Variation chez *M. lachesis* HÜBNER.

1-2 : Mâle aberrant. Cucugnan (Aude). 30-VI-1982 ; 3 : ♀ *M. lachesis nemausiaca* ESPER. Cabanes de Fitou (Aude). 20.VI.1968 ; 4 : ♀ *M. lachesis lachesis* HÜB. Millas (Pyr. Or.) 13.VI.1971 ; 5 : ♂ *M. lachesis canigulensis* BERCE. Prats de Mollo. 800 m (Pyr. Or.) 5.VII.1981 ; 6 : Idem, verso ; 7 : ♂ *M. lachesis canigulensis* BERCE. Verso. Col du Portos. 1700 m. (Pyr. Or.) 2.IX.1984 ; 8 : Idem, recto ; 9 : ♂ Verso. Coustouges (Pyr. Or.) 27-VI-1982 ; 10 : Idem, recto ; 11 : ♂ recto. Coustouges (Pyr. Or.) 10.VII.1971. (Photographies R. BARRIÈRE).

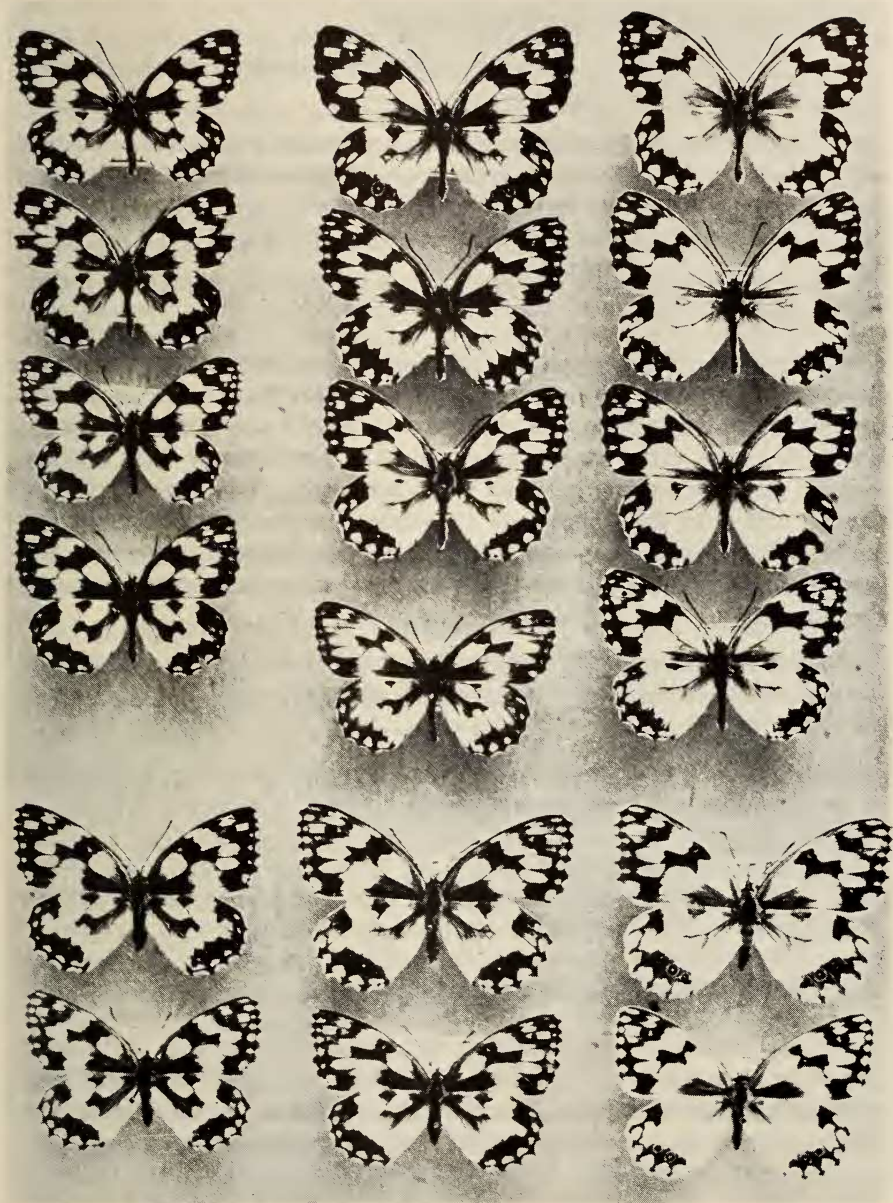


Planche II. Partie de l'échantillon 2 GL prélevé au Col de Grès à Rouffiac des Corbières (Aude). Colonne de gauche : *M. galathea*, 4 ♂ et 2 ♀ ; colonne centrale : 1 ♂ aberrant isolé entre 3 ♂ et 2 ♀ hybrides ; colonne de droite : *M. lachesis*, 4 ♂ et 2 ♀. (Photo, Didier Mazel).

3. Analyse critique

A. Interprétation des formes intermédiaires

Les papillons à caractères composites n'ont été rencontrés que dans la zone où *galathea* et *lachesis* s'interpénètrent.

Outre les critères précis fournis par les taches basales et discales, l'ensemble de l'habitus de ces formes est encore sensiblement intermédiaire dans la taille, l'extension des aires sombres, leur disposition, etc., indépendamment sur les deux faces alaires. Cet aspect ressort très clairement sur la planche II.

Par leur localisation et leur morphologie, ces exemplaires apparaissent donc bien hybrides.

L'existence de tels produits a souvent été mise en doute du fait de l'observation, loin de toute zone de contact, d'individus offrant un faciès plus ou moins intermédiaire entre ceux des deux taxons. En soi, la production par l'une ou l'autre entité de formes évoquant la morphologie d'un éventuel hybride ne réfute en rien la réalité d'une hybridation. Bien plus, l'existence de tels individus établirait plutôt l'aptitude des génomes à traduire une combinaison mixte. Remarquons encore que les hybrides ne peuvent être assimilés à des formes telles que *duponti* REVERDIN car cette démarche impliquerait que *duponti* soit un hybride ...

L'argument n'a donc qu'une valeur indirecte totalement réfutée, pour la zone de contact de Rouffiac, par la fréquence de distribution de ces formes sur le terrain.

Inversement, toutes les zones sympatriques entre *M. galathea* et *lachesis* que nous connaissons se caractérisent par la présence d'individus hybrides. Il convient donc de ne pas opposer deux réalités biologiques l'une à l'autre. (Ainsi, il est impossible d'établir quelques liens que ce soit entre la présence d'un individu aberrant dans l'échantillon 2 GL et les phénomènes d'hybridation).

B. Aspects biogéographiques et biotopiques

Le contact étudié s'observe, au plus, sur quelques km le long de la route départementale 14 et nous ignorons d'ailleurs dans quelle direction il se développe. De toute manière, l'aire sympatrique apparaît minime par rapport à l'étendue des peuplements qui demeurent essentiellement parapatriques.

Dans le détail, aucune discontinuité topographique ou biotopique ne peut être corrélée avec la localisation des deux *Melanargia* sur le terrain. Un autre contact du même type existe dans des zones de prairie, en bordure de la chênaie, à Fenouillet (Pyrénées-Orientales).

Dans d'autres localités, de Sournia à Rabouillet et vers la forêt de Boucheville par exemple, *M. lachesis* occupe les biotopes relativement clairs, chauds et plus secs alors que *M. galathea* suit l'orée de la forêt et se localise dans les endroits humides, plus frais ...

A priori, il semble donc que la chorologie impose des limites arbitraires mais celles-ci pourraient s'établir aussi sur des bases écologiques en fonction des aptitudes différentielles des deux taxons.

Une variation géographique de l'importance de la frange sympatrique pourrait être assez facilement décelée et une étude historique, à l'échelle humaine, d'une éventuelle modification de ces contacts nous apparaît encore raisonnable. A l'échelle paléogéographique récente, des avancées et reculs d'un peuplement par rapport à l'autre ont pu entraîner l'absorption de populations reliques par le peuplement actuel, comme on l'observe chez *Eurodryas aurinia* ROTT. (R. MAZEL 1984). Un phénomène de ce type expliquerait la présence locale, à proximité d'Alès (Gard) ou en Espagne, d'individus à faciès plus ou moins intermédiaire observés relativement loin des zones de sympatrie ...

C. Aspects biologiques

La présence simultanée et en mélange intime d'individus ♂ et ♀ appartenant aux deux taxons apparaît le fait biologique majeur des zones de sympatrie.

Ceci ne signifie pas qu'un synchronisme exact règne au moment des émergences et l'état de fraîcheur des imagos, de même que la sex-ratio observée à différents moments, indiquent que l'émergence de *M. galathea* devance légèrement celle de *M. lachesis*, pour une station donnée. Il semble donc que le croisement ♀ *galathea*/ ♂ *lachesis* ait peu de chances de se produire alors que la combinaison inverse, ♀ *lachesis*/ ♂ *galathea* serait favorisée. De fait, nous avons particulièrement remarqué le 20-VII-1985, à Caudiès de Fenouillèdes (Pyrénées-Orientales) la présence de nombreuses femelles *lachesis* très fraîches accompagnées d'une population mâle mixte ...

Cependant la proportion d'individus hybrides demeure faible, voisine de 1/5^e du total de la population mixte dans l'exemple test de Rouffiac des Corbières. Ce fait traduit un fort désavantage affectant les hybrides, sans que la nature de ce désavantage puisse être précisée.

Le second point concerne l'absence d'introgession.

Le peuplement de *Melanargia*, dans la zone prise en référence, peut être considéré continu ; or, à moins de 2 km du point de cohabitation maximale aucune trace morphologique du voisinage de *M. galathea* n'est décelable chez *M. lachesis*.

Du côté *galathea*, quelques individus à faciès hybride et des *lachesis* se retrouvent plus loin en direction de Soulatgé puis manquent totalement.

Ce type d'interpénétration ne correspond, en aucune manière, à l'intégration par l'une des populations d'éléments géniques issus de l'autre. Aucune modification de l'habitus n'apparaît dans les populations en contact, à l'exception de la production isolée de quelques individus intermédiaires. H. Spicher parvient à des résultats analogues pour les marqueurs biochimiques qu'elle a étudiés.

IV. Conclusions

— La faiblesse des échanges géniques entre *M. galathea* et *M. lachesis* exclut toute interprétation de ces taxons en tant que sous-espèces conspécifiques.
— L'absence d'introgression ne plaide même pas en faveur de la *quasi-species* (= *semi-species* MAYR 1978 nec *semi-species* MAYR 1940) catégorie taxonomique la plus apte à exprimer le maintien d'une interfertilité réduite. Finalement les deux taxons en présence doivent disposer de mécanismes homéostatiques, dont la nature reste à déterminer, permettant de compenser l'imperfection de leur isolement prézygotique. Nous considérons qu'ils atteignent ainsi le palier spécifique.

Il peut paraître paradoxal que nous nous soyons attaché à mettre en lumière l'existence d'une hybridation pour montrer finalement la nullité de son impact et conclure à une séparation spécifique. Telle nous apparaît la réalité biologique.

Suivant la même démarche, il semble que les croisements expérimentaux puissent permettre la compréhension de cette apparente contradiction dans laquelle réside l'originalité du problème biologique posé par *M. galathea* et *M. lachesis*.

Bibliographie

- Carte de France au 1/100 000, N° 72, 1970, Institut géographique national, Paris.
- DESCIMON, H. et C. RENON, 1975 a. Mélanisme et facteurs climatiques. I. Étude biométrique de la variation de *Melanargia galathea* L. en France. *Arch. Zool. exp. gén.*, 116 (2) : 255-292.
- DESCIMON, H. et C. RENON, 1975 b. Mélanisme et facteurs climatiques. II. Corrélation entre la mélanisation et certains facteurs climatiques chez *M. galathea* L. *Arch. Zool. exp. gén.*, 116 (3) : 437-468.
- DUFAY, C. et R. MAZEL, 1981. Les Lépidoptères des Pyrénées-Orientales. Supplément à la faune de 1961. *Vie et Milieu*, 31 (2) : 183-191.
- HIGGINS, L. G., 1969. Observations sur les *Melanargia* dans le midi de la France. *Alexandria*, 6 (2) : 85-90.
- HIGGINS, L. G. and RILEY, N. D., 1970. A field Guide to the Butterflies of Britain and Europe. Edn. Collins, London.

- HIGGINS, L. G. and N. D. RILEY, 1971. Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. Deutschsprachige Bearbeitung von Dr. Walter Forster. Verlag. P. Parey, Hamburg und Berlin.
- MAYR, E. 1940. Speciation phenomena in birds. *Amer. Nat.*, 74 : 249-278.
- MAYR, E., 1978. Origin and History of some terms in Systematic and Evolutionary Biology. *Syst. Zool.*, 27 : 83-88.
- MAZEL, R., 1984. Trophisme, hybridation et speciation chez *Eurodryas aurinia* Rott. Thèse d'État. Université de Perpignan, 335 p.
- OBERTHUR, C., 1909. Études Lep. Comp. III : 349. Ed. Oberthur. Rennes.
- OBERTHUR, C., 1922-23. Études Lep. Comp. 21 (1) : 64-65. Ed. Oberthur-Rennes.
- SPICHER H., 1984. Microévolution chez *Melanargia galathea* L. Mémoire pour l'obtention de la licence en Biologie. Université de Berne, 59 p.
- TILEY, R. J. D., 1983. Rearing *Malanargia galathea* L. and *M. lachesis* HÜBNER. *Ento. Gaz.*, 34 : 9-11.
- VARIN, G., 1948. Contribution à l'étude des *Satyridae* de France et du Nord de l'Afrique. *Rev. fr. Lepido.*, XI : 395-398.
- VARIN, G., 1949. Idem. XII : 9-13.
- VARIN, G., 1950. Idem. XII : 341-344.
- VERITY, R., 1957. Les variations géographiques et saisonnières des Papillons diurnes en France III : 365-472. Ed. Rev. fr. Lepido. Paris.
- WAGENER, S., 1984. *Melanargia lachesis* HÜBNER est-elle une espèce différente de *M. galathea* L., oui ou non ? *Nota lepid.*, 7 (4) : 375-386.

Avis du Comité à tous nos membres

Jusqu'à présent, malgré l'augmentation des frais d'impression (6-7%) chaque année, et malgré les frais de port accrus de plus de 10% par an, nous sommes parvenus à maintenir la cotisation annuelle au même niveau.

Cette année, pour ne pas devoir réduire le nombre de pages de notre revue, nous sommes dans l'obligation de publier *Nota lepid.* en deux numéros doubles seulement, ce qui nous permet au moins d'économiser des frais de port.

Nous comptons sur votre compréhension et prions instamment tous ceux qui ne l'ont pas encore fait de payer au plus tôt leur cotisation, laquelle est à verser spontanément au début de chaque année. Le numéro double 9 (3-4) et la Bibliographie 1984 ne seront envoyés à nos membres qu'après réception de leur cotisation pour 1986.